Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 1	S. 45—77	Bonn, Mai 1992

Zur Kenntnis der Gattungen *Boophis*, *Aglyptodactylus* und *Mantidactylus* (Amphibia: Anura) aus Madagaskar, mit Beschreibung einer neuen Art

Frank Glaw & Miguel Vences

Abstract. A report about distribution, biology, taxonomy and vocalization of the Malagasy anuran genera *Boophis*, *Aglyptodactylus* and *Mantidactylus* is given. A total of 33 species were found, 49 new localities are listed. Advertisement calls of 13 species and distress calls of *Mantidactylus grandidieri* and *M. ulcerosus* are described for the first time. Release calls could never be heard in the genus *Mantidactylus*. Eggs of *Boophis pauliani*, clutches of *Mantidactylus aglavei* and two other clutches, probably belonging to *M. webbi* and *M. lugubris*, were found. A new species of *Boophis* is described from Nosy Be. *Boophis leucomaculatus* is transferred to the genus *Mantidactylus*.

Key words. *Boophis*, *Mantidactylus*, *Aglyptodactylus*, ecology, taxonomy, distribution, bioacoustics, new species.

Einleitung

Die Zerstörung des madagassischen Regenwaldes schreitet mit dramatischer Geschwindigkeit voran. Neue Untersuchungen (Green & Sussman 1990) haben gezeigt, daß Madagaskar zwischen 1950 und 1985 rund die Hälfte seines Regenwaldes verloren hat. Wenn die Abholzung in diesem Ausmaß voranschreitet, ist absehbar, daß nur an steilen Hängen wenige Waldreste die nächsten 30 Jahre überleben werden. Durch diese starke Gefährdung des ohnehin kleinen, aber extrem artenreichen madagassischen Regenwaldes hat die Erfassung der Biodiversität neue Aktualität und Dringlichkeit erfahren. Die Kenntnis von Verbreitung und Ökologie liefert die zentrale Grundlage, um die Gefährdung der verschiedenen Arten abschätzen zu können.

Die ökologischen Grundlagenkenntnisse über die Amphibien von Madagaskar sind äußerst lückenhaft. Eine taxonomische Übersicht verfaßte Guibé (1978), umfassende Revisionen erfolgten durch Blommers-Schlösser (1979a, 1979b). Von dieser Autorin liegen auch die wesentlichen Beobachtungen zu Ökologie und Fortpflanzung der Frösche Madagaskars vor. Seit diesen Untersuchungen wurden praktisch keine Freilandstudien über Anuren Madagaskars veröffentlicht.

Diese Arbeit möchte einen Beitrag leisten, die vorhandene Wissenslücke zu schließen. Darüber hinaus soll durch Berücksichtigung von Paarungsrufen, Aktivität, Lebensweise und Lebendfärbung die bisher äußerst schwierige Bestimmung lebender Tiere erleichtert werden.

Neben den Familien der Microhyliden, Hyperoliiden und Raniden wird die madagassische Amphibienfauna im wesentlichen von den Rhacophoriden und Mantelliden geprägt. Wichtige afrikanische Anurenfamilien (Pipiden, Bufoniden), Blindwühlen und Schwanzlurche fehlen. Blommers-Schlösser & Blanc (1991) erkennen 133 Froscharten Madagaskars als valide an. Von zwei Ausnahmen abgesehen sind alle Arten endemisch.

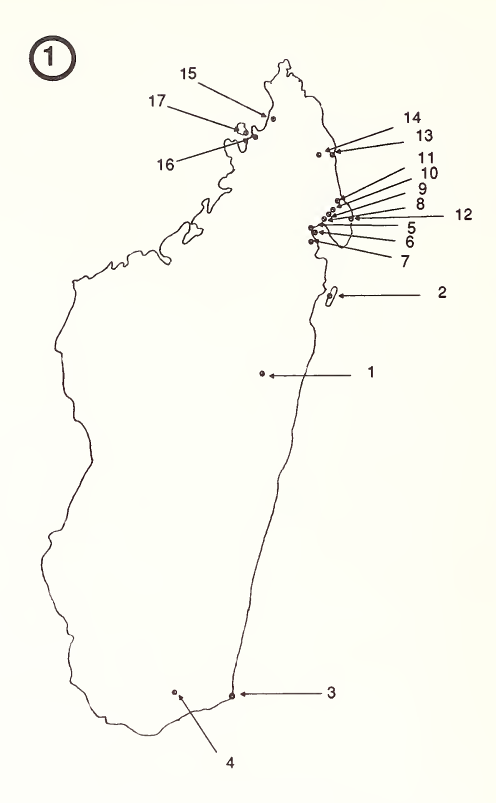


Abb. 1: Im Text erwähnte Fundorte. Erklärung der Nummern siehe Material & Methoden.

Material und Methoden

Die Freilanddaten wurden auf zwei Reisen (Oktober bis November 1987 und Februar bis April 1991) gesammelt.

Fundorte (vgl. Abb. 1): (1) Andasibe (= Perinet), (2) Nosy Boraha (= Insel Ste. Marie), (3) Bergkette nördlich von Fort Dauphin (SO-Madagaskar) bis Mandena, (4) Berenty-Park (westlich von Fort Dauphin), (5) Maroantsetra (Antongil-Bucht, NO-Madagaskar), (6) Nosy Mangabe (Insel bei Maroantsetra), (7) Voloina (südlich von Maroantsetra), (8) Navana (östlich von Maroantsetra), (9) Fizoana (= Foizana?!) (nordöstlich Maroantsetra), (10) Ampokafo (zwischen Maroantsetra und Antalaha), (11) Antalaha, (12) Sahafary (westlich von Ambohitralanana, NO-Madagaskar), (13) Sambava (NO-Madagaskar), (14) Andrakata (zwischen Sambava und Andapa), (15) Ambilobe (NW-Madagaskar), (16) Ambanja (NW-Madagaskar), (17) Nosy Be (NW-Madagaskar). Das Symbol [*] markiert bisher unbekannte Fundorte.

Rufe wurden mit dem Dictaphon Sony M 550-V aufgenommen, über einen Oszillographen in einen Computer eingelesen und mit den Programmen Sound-Analyzer und Dscope (entwickelt von Prof. W. Walkowiak, Köln) ausgewertet. Die Rufe werden nach Duellman & Trueb (1985) beschrieben. Dabei wird „call" mit „Ruf" und „note" mit „Laut" übersetzt. Die Rufe mancher Arten lassen jedoch eine eindeutige Unterteilung in die Kategorien Ruf, Laut und Puls nicht zu. Bei Unklarheiten sei auf das jeweilige Sonagramm, bzw. Oszillogramm verwiesen. Die Lautwiederholungsrate wird in Lauten pro Sekunde, die Rufwiederholungsrate in Rufen pro Minute angegeben. Die zeitliche Auflösung der Oszillogramme wurde unterschiedlich gewählt, um die charakteristischen Eigenschaften der Rufe optimal hervorzuheben.

Die Größe der Femoraldrüsen wird als maximale Länge x maximale Breite beschrieben (z. B. 8 x 3 mm). Die Ausdehnung der Schwimmhaut wird nach Blommers-Schlösser (1979a) angegeben: Die Zahl in Klammern gibt die schwimmhautfreien Phalangen, die Zahl vor der Klammer den jeweiligen Zeh an (i = innen, e = außen). „2i (1)" bedeutet „eine schwimmhautfreie Phalange an der Innenseite der zweiten Zehe." Färbungs- und morphologische Merkmale führen wir nur bei Arten auf, deren Lebendfärbung bislang nicht bekannt war, bei denen Bestimmungsprobleme auftraten oder die neu beschrieben werden. Die im Text verwendete Abkürzung „KRL" bedeutet „Kopf-Rumpf-Länge". Das gesammelte Material wurde im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (ZFMK), Bonn, deponiert. SMF steht als Akronym für das Senckenberg Museum, Frankfurt, BM für British Museum, London.

Von Blommers-Schlösser & Blanc (1991) wurden die zuvor als Raniden-Unterfamilie angesehenen Mantellinae in Familienrang erhoben und erstmals alle validen *Mantidactylus*- und *Boophis*-Spezies einer der bestehenden Artengruppen zugeordnet. Diese Einteilung wird im folgenden übernommen.

Ergebnisse und Diskussion

Gattung *Boophis* (Rhacophoridae)

Die Gattung *Boophis* wurde in 7 Artengruppen unterteilt. Es handelt sich zu einem großen Teil um waldbewohnende Baumfrösche, die sich in fließenden Gewässern fortpflanzen.

Boophis zeigt axillaren (in Ausnahmefällen lumbalen) Amplexus und unterscheidet sich von der verwandten asiatischen Gattung *Rhacophorus* unter anderem durch das Fehlen von Schaumnestern; *Boophis*-Eier sind von Gallerte umgeben und werden direkt ins Wasser abgelegt.

Boophis luteus-Artengruppe
(*B. luteus*, *B. albilabris*, *B. jaegeri* sp. n.)

Boophis luteus (Boulenger, 1882)
1 Männchen (ZFMK 52645) aus Fort Dauphin [*]; 1 Exemplar aus Andrakata (ZFMK 52646) [*]; Rufaufnahmen aus Andasibe.

Männchen riefen nachts, meist aus Vegetation in der Nähe von Bächen, manchmal auch auf Felsen an einem Gebirgsbach (Fort Dauphin) oder weiter vom Bach entfernt. Bei Fort Dauphin fingen wir ein Jungtier, das der Beschreibung von Blommers-Schlösser (1979b) entspricht. An diesem Fundort sahen wir Weibchen mit Eiern im Februar. Die Männchen riefen hier auch bei anhaltender Trockenheit.

Der Ruf (Abb. 2 bis 4) ist ein auf- und abschwellendes melodiöses Pfeifen, das mehrere Minuten lang ununterbrochen zu hören sein kann. Die Dauer des einzelnen Pfeiflautes beträgt 75 ms (Fort Dauphin, 25 °C) bis 100 ms (Andasibe, 18 °C), die Pause zwischen zwei Lauten 40 ms (Fort Dauphin) bis 90 ms (Andasibe). Die Lautwiederholungsrate beträgt 5,5/sec (Andasibe) bis 9,3/sec (Fort Dauphin). Die Frequenz liegt zwischen 3 und 3,5 kHz. Bei Umklammerung in der Lendengegend gaben die Männchen einzelne Pfeiftöne von sich.

Boophis albilabris (Boulenger, 1888)
Ein Exemplar saß nachts in der Nähe eines breiten Baches bei Andrakata in der Vegetation. Da weder Belegexemplar noch Photo vorliegen, ist die Diagnose nicht völlig sicher. Die starke Ausprägung der Schwimmhaut zwischen den Fingern und die große

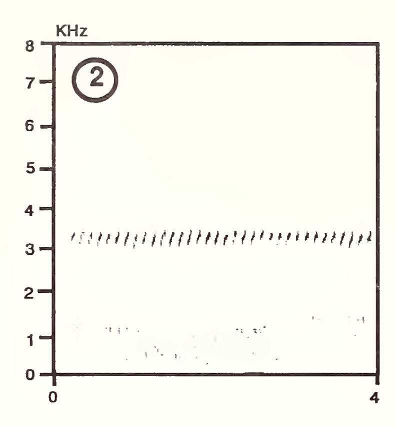


Abb. 2: Sonagramm *Boophis luteus*, Fort Dauphin.

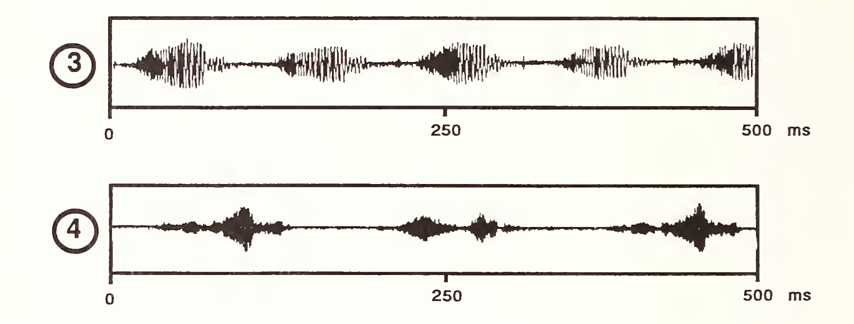


Abb. 3—4: Oszillogramme *Boophis luteus*, Fort Dauphin (3) und Andasibe (4).

KRL des gefundenen Tieres sind aber deutliche Merkmale von *Boophis albilabris*. Da diese Art bisher nur von der Terra typica (Ost-Imerina) bekannt ist, wäre dieser mehrere hundert Kilometer nördlichere Fundort von Bedeutung.

Boophis jaegeri sp. n. (Abb. 5)
Diagnose: Die grüne Färbung, die paarigen Kehlschallblasen und die weißen Kanten auf den Extremitäten weisen diese Art als Angehörigen der *Boophis luteus*-Gruppe aus. Die neue Art unterscheidet sich von *Boophis albilabris* durch die geringere Größe und die weniger stark ausgeprägten Schwimmhäute zwischen den Fingern. Von *B. luteus* läßt sich die Art auf den ersten Blick kaum unterscheiden, die Augen sind jedoch blau umrandet, die Iris hat außen keinen roten Ring und der Paarungsruf ist vollkommen verschieden. Unser Exemplar hat zudem eine geringere Körpergröße.
Derivatio nominis: Benannt nach Friedhelm Jaeger, Düsseldorf, der uns in den letzten Jahren bei verschiedenen herpetologischen Problemen bereitwillig half.
Holotypus: 1 Männchen (ZFMK 52569) aus der Umgebung von Andoany (= Hellville), Insel Nosy Be, NW-Madagaskar, leg. M. Vences & F. Glaw, 2. 4. 1991.



Abb. 5: Holotypus *Boophis jaegeri* sp. n., Nosy Be.

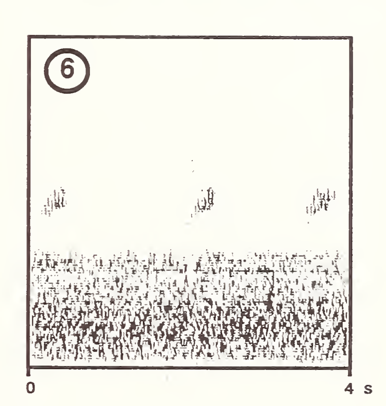


Abb. 6: Sonagramm *Boophis jaegeri* sp. n., Nosy Be.

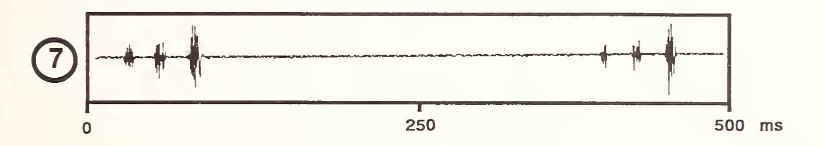


Abb. 7: Oszillogramm Abwehrruf *Boophis jaegeri* sp. n., Nosy Be.

Beschreibung: KRL 30,5 mm. Kopfbreite 12 mm, horizontaler Durchmesser des Auges 4,9 mm, horizontaler Durchmesser des Trommelfells 1,5 mm. Abstand zwischen Auge und Nasenloch 1,6 mm, zwischen Nasenloch und Schnauzenspitze 3,0 mm, Abstand zwischen den Nasenlöchern 4,3 mm. Fußlänge einschließlich Tarsus 21 mm, Handlänge 8,5 mm. Tibio-Tarsalgelenk erreicht knapp die Nasenlöcher. Vomerzähne vorhanden. Finger mit schwach ausgeprägter Schwimmhaut: 1 (1,5) 2i (1,5) 2e (0,5) 3i (2) 3e (1,25) 4 (1,5). Schwimmhaut zwischen den Zehen: 1 (0) 2i (0,5) 2e (0)

3i (0,5) 3e (0,25) 4i (0,75) 4e (0,75) 5 (0,25). Breite Fingerscheiben (Durchmesser 1,7 mm) und Zehenscheiben (Durchmesser 1,5 mm).

Grundfarbe der Oberseite in Alkohol zunächst gelb, später weiß. Im Leben dorsal grün mit sehr schwach abgesetzten dunkelgrünen Flecken und einzelnen weißen Punkten. Bauch dottergelb, Brustbereich bläulich, Kehle und Unterseiten der Extremitäten grünlich. Weiße Falten entlang der Bein- und Armseiten. Pupille schmutzigweiß, mit roten Farbelementen.

Der Ruf (Abb. 6, aufgenommen bei ca. 22 °C) ist ein etwa 500 ms dauerndes grillenartiges Trillern von etwa 10 schnell aufeinanderfolgenden Lauten (Lautwiederholungsrate 25/sec.), deren Frequenz kontinuierlich ansteigt. Die Frequenz der ersten Laute liegt zwischen 3,5 und 4 kHz, die der letzten Laute zwischen 4 und 4,5 kHz. Rufwiederholungsrate variabel, etwa bei 40/min. Bei Umklammerung in der Lendengegend gab das Männchen Trillertöne von bis zu 5 Lauten ab (Abb.7).

Dieses und weitere Männchen riefen Ende März nachts an Bächen über 2 m hoch aus der Vegetation.

Während *Boophis luteus* — wie die meisten anderen *Boophis*-Arten — die flachen Küstenregionen zu meiden scheint, findet sich *Boophis jaegeri* praktisch auf Meereshöhe.

Boophis difficilis-Artengruppe
(*B. difficilis*, *B. majori*, *B. miniatus*)

Boophis difficilis (Boettger, 1892)

1 Männchen (ZFMK 52633) aus Andasibe.

Unser Exemplar entspricht nach Beschreibung und Abbildung den von Blommers-Schlösser (1979b) gesammelten Tieren vom gleichen Fundort. Männchen riefen im Februar nachts am Rand des Primärwalds an einem aufgestauten kleinen Bach und an einem Wassergraben entlang eines Bahndamms. Sie saßen etwa 1—2 m hoch in der Vegetation. Der Ruf (Abb. 8 bis 10, aufgenommen bei ca. 18 °C) besteht aus einer Serie von geräuschhaften Lauten (10—15). Die Laute dauern 100—150 ms, die Pausen 120—200 ms. Lautwiederholungsrate ist 4,2/sec. Die Geräuschhaftigkeit der

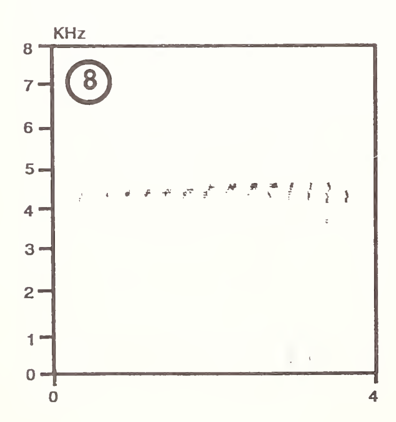


Abb. 8: Sonagramm *Boophis difficilis*, Andasibe.

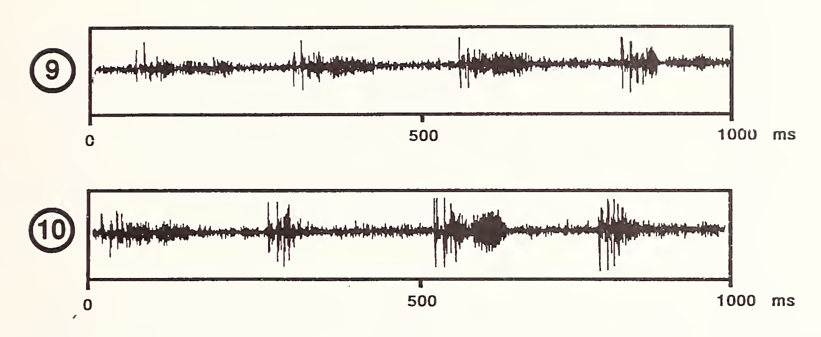


Abb. 9—10: Oszillogramme *Boophis difficilis*, Andasibe, Beginn der Rufserie (9) und Ende der Rufserie (10).

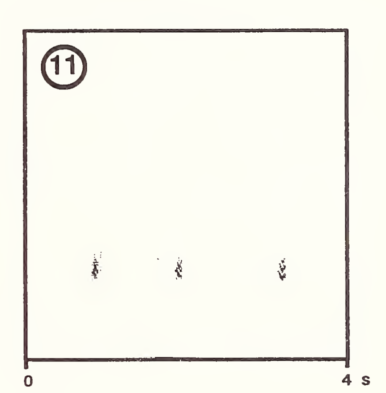


Abb. 11: Sonagramm *Boophis* cf. *miniatus*, Andasibe.

Laute nimmt kontinuierlich zum Ende des Rufes hin ab. Am Beginn jedes Lautes lassen sich 4—6 Einzelpulse erkennen. Die Frequenz liegt zwischen 4 und 5 kHz.

Boophis miniatus (Mocquard, 1902)
1 Männchen (ZFMK 52636) aus Andasibe, 2 Exemplare (ZFMK 52634 und 52635) aus Fort Dauphin [*].

Boophis miniatus wurde aus der weiteren Umgebung von Fort Dauphin beschrieben. Blommers-Schlösser (1979 b) identifizierte bei Andasibe gesammelte Exemplare als diese Art. Alle drei von uns gefangenen Exemplare unterscheiden sich untereinander erheblich in Färbung und Zeichnung. Dennoch betrachten wir sie vorläufig als *Boophis miniatus*.

Ein rufendes Männchen saß nachts im Februar bei Andasibe in der Vegetation über einem schnellfließenden Waldbach. Nach dem Fang gab es einzelne geräuschhafte Laute (Dauer ca. 100 ms, 18 °C) mit einer Wiederholungsrate von 1,67/sec ab (Abb. 11). Die gleichen Laute waren auch bei Umklammerung in der Lendengegend zu hören. Am Fundort konnten wir ähnliche Laute mit einer sehr viel geringeren Wiederholungsrate hören, sie aber nicht einwandfrei als den Ruf dieser Art identifizieren.

Boophis goudoti-Artengruppe
(*B. goudoti*, *B. madagascariensis*, *B. callichromus*, *B. hyloides*, *B. reticulatus*, *B. untersteini*, *B. rhodoscelis*)

Boophis goudoti Tschudi, 1838
Zwei Exemplare saßen mit *Boophis madagascariensis* vergesellschaftet an einem aufgestauten Bachlauf am Waldrand bei Andasibe.

Boophis madagascariensis (Peters, 1874)
1 Juv. (ZFMK 52648) aus Fort Dauphin [*]. Weiterer Fundort: Andasibe.

Diese Art fand sich in Andasibe an flachen und tieferen stehenden Gewässern oder langsam fließenden Bächen in und außerhalb des Primärwaldes. Die Frösche saßen nachts im Wasser oder am Rand der Tümpel versteckt in der flachen Vegetation. Ein Pärchen im axillaren Amplexus legte im Februar 405 dunkle Eier. Blommers-Schlösser (1979b) beobachtete bei dieser Art immer lumbalen Amplexus.

Dieselbe Autorin beschreibt den Ruf als ein lautes „Stöhnen" und zeigt ein Sonagramm. Unsere Aufnahmen stimmen mit ihren Angaben überein. Bei Fort Dauphin hörten wir den gleichen Ruf und fanden ein Jungtier, das der Beschreibung von Blommers-Schlösser (1979b) entspricht.

Bei Umklammerung mit den Fingern gaben die Männchen Abwehrlaute von sich, die dem normalen Ruf ähnelten.

Boophis untersteini (Ahl, 1928)
3 Männchen (ZFMK 52637—52639) aus Andasibe.

Die Männchen hatten eine Größe von 2,7—2,9 cm und riefen nachts im Februar aus der Vegetation (1,5—2 m hoch) an einem Bach im Primärwald. Der Rücken ist mehr oder weniger einfarbig braun, die Augen sind blau umrandet, die Iris ist außen rot und innen braun. Da wir unsere Exemplare nicht mit den Typusexemplaren verglichen haben, ist die Bestimmung nicht endgültig sicher.

Der Ruf (Abb. 12 bis 15, aufgenommen bei ca. 18 °C) besteht aus zwei verschiedenen geräuschhaften Lauten. Typ 1: Dauer 130—150 ms, 10—19 Pulse, Typ 2: Dauer 30—50 ms, 4—6 Pulse, Pausen 70—110 ms, meist zu mehreren (bis 8) hintereinander in Serie. Frequenz beider Laute zwischen zwei und drei kHz. Mögliche Aufeinanderfolge der Laute: „1-2-2-2..", „2-2-2.." oder „1-1-1". Letztere Möglichkeit mit deutlich längeren Pausen.

Boophis tephraeomystax-Artengruppe
(*B. tephraeomystax*, *B. idae*, *B. granulosus*, *B. hillenii*, *B. opisthodon*, *B. microtis*)

Boophis tephraeomystax (Duméril, 1853)
1 Männchen (ZFMK 52650) aus Fort Dauphin [*], 1 Exemplar (ZFMK 52651) aus Ambanja [*], 1 Exemplar (ZFMK 52652) aus Andrakata [*]. Weitere Fundorte: Nosy Be, Sambava [*], Maroantsetra [*], Antalaha [*], Berenty-Park [*].

Männchen riefen nachts aus Reisfeldern und Sümpfen in der Küstenregion (Fort Dauphin, Sambava, Maroantsetra, Nosy Be). Die Rufe waren meist nach Regen zu hören, bei Fort Dauphin auch während längerer Trockenheit. Unsere Aufnahmen stimmen mit den Angaben von Blommers-Schlösser (1979b) überein. Der Ruf (Abb. 16 bis 19), aufgenommen bei 22—26 °C) besteht aus einem kurzen, hohen Quieken.

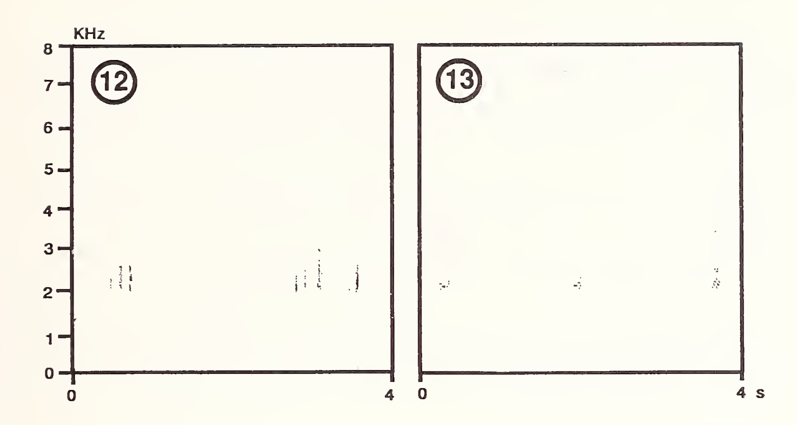


Abb. 12—13: Sonagramme *Boophis untersteini*, Andasibe, Lauttyp 2 (12) und Lauttyp 1 (13).

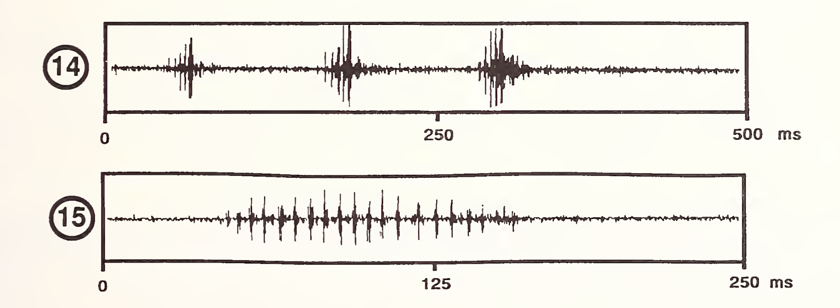


Abb. 14—15: Oszillogramme *Boophis untersteini*, Andasibe, Lauttyp 2 (14) und Lauttyp 1 (15).

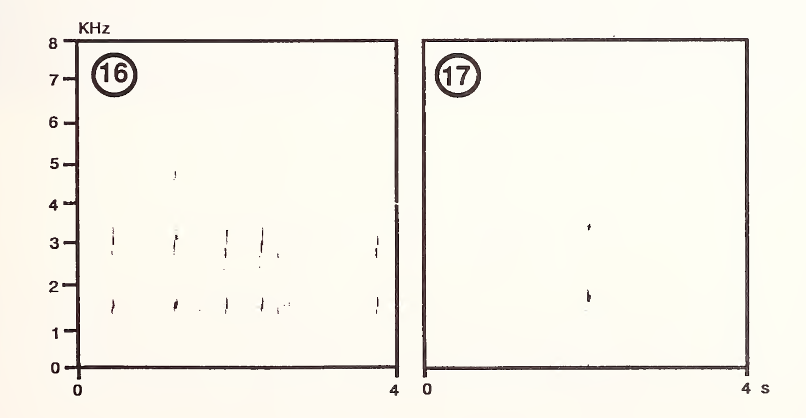


Abb. 16—17: Sonagramme *Boophis tephraeomystax*, Fort Dauphin, Rufserie (16) und Maroantsetra, Einzelruf (17).

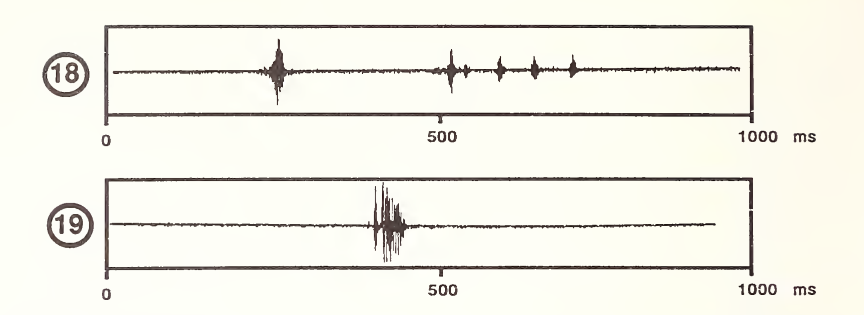


Abb. 18—19: Oszillogramme *Boophis tephraeomystax*, Fort Dauphin (18) und Maroantsetra (19).

Dauer ca. 60 ms. 2 Frequenzbanden, eine bei 1,5, die andere zwischen 2,75 und 3,5 kHz. Schwach motivierte Männchen (Maroantsetra) geben nur hin und wieder Einzelrufe ab, stärker motivierte (Fort Dauphin) rufen alle 300—600 ms. Gelegentlich können dazwischen klickernde Laute abgegeben werden.

Bei dem Tier aus Andrakata (KRL: 5,5 cm) ist das Trommelfell im Vergleich zum Augendurchmesser größer (Trommelfell : Auge = 4 mm : 6,5 mm gegenüber 2,5 mm : 6 mm bei dem Männchen aus Fort Dauphin). Zudem konnten wir an diesem Fundort keine *B. tephraeomystax*-Rufe hören. Andrakata liegt 40—50 km von der Küste entfernt; *B. tephraeomystax* ist, soweit bekannt, schwerpunktmäßig in der Küstenregion verbreitet.

Das Exemplar aus dem Berenty-Park, der in einer ausgesprochenen Trockenzone liegt, war nachts trotz extremer Trockenheit aktiv. Es wies im Gegensatz zu allen anderen Exemplaren sehr deutliche dunkelbraune Flecken auf dem Rücken auf.

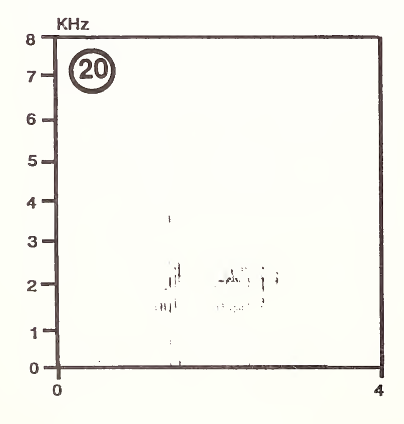


Abb. 20: Sonagramm *Boophis idae*, Andasibe, 4 „Klicks", gefolgt von einem „Rätschen" und 2 „Klicks".

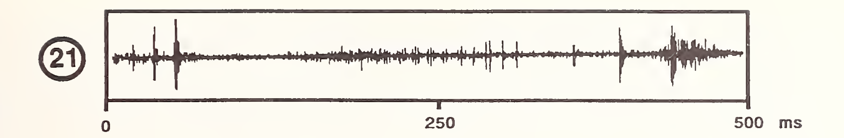


Abb. 21: Oszillogramm *Boophis idae*, Andasibe.

Boophis idae (Steindachner, 1867)
2 Exemplare (ZFMK 52640 und 52641) aus Andasibe.

Die Tiere riefen bei Nacht im Februar an stehendem Wasser im offenen Gelände. Der Ruf (Abb. 20 und 21) besteht aus 2 verschiedenen Lauten (Aufnahme bei ca. 18 °C). Ein geräuschhaftes Rätschen von etwa 300 ms und ein melodiöses Klicken, von denen meist mehrere in Serie aufeinanderfolgen, von 20 ms Dauer. Ein Ruf ist oft aus einem Rätschen und mehreren Klicks zusammengesetzt: „1-2-2-2-2". Frequenz beider Laute zwischen 1,5 und 2,5 kHz.

Boophis opisthodon Boulenger, 1888)
Ein erwachsenes Exemplar am Waldrand, in einem Reisfeld auf Nosy Boraha. Dem Tier fehlten die von Blommers-Schlösser (1979b) beschriebenen dunklen Querstreifen auf den Schenkeln.




Abb. 22—23: *Boophis pauliani*, Andasibe, links Weibchen (22), rechts Männchen (23).

Boophis pauliani-Artengruppe
(Einzige Art: *B. pauliani*)

Boophis pauliani (Guibé, 1953)
1 Männchen (ZFMK 52642), 2 Weibchen (ZFMK 52643 und 52644) aus Andasibe.

Die einzige *Boophis*-Art ohne Vomerzähne. Die beobachteten Männchen (Abb. 23) waren grün mit runzeliger Haut, dickeren Unterarmen und verdicktem 1. Finger. Die Weibchen (Abb. 22) hatten glattere Haut und waren beige bis bräunlich gefärbt, manchmal mit großen gelben Flecken in der Schulterregion. Die konservierten Weibchen messen 2,0 bzw. 2,3 cm.

Wir fanden Paare im axillaren Amplexus im Februar nachts in stehendem Wasser im offenen Gelände. Im Gegensatz zu den meisten anderen Fröschen im gleichen Biotop (*Boophis idae*, *Mantidactylus blommersae*, *M. betsileanus*, *M. liber*, *Heterixalus betsileo*) schwammen sowohl die Paare als auch einzelne Männchen frei im Wasser und tauchten bei Beunruhigung sofort ab. Zwei Weibchen legten unbefruchtete Eier mit einem grünlichen und einem gelbbraunen Pol ab. Trotz der Fortpflanzungsaktivität waren keine Rufe zu hören. Blommers-Schlösser (1979b) erwähnt rufende Männchen in der Vegetation um ein stehendes Gewässer.

Gattung *Aglyptodactylus* (Rhacaphoridae)

Die monotypische Gattung *Aglyptodactylus* zeichnet sich durch Brunftschwielen und das Fehlen von Femoraldrüsen aus. Blommers-Schlösser (1979a) nahm *Aglyptodactylus* daher aus der Unterfamilie Mantellinae heraus und stellte sie zu den Rhacophoridae.

Aglyptodactylus madagascariensis (Duméril, 1853)
1 Exemplar (ZFMK 52682) aus Maroantsetra [*]. Weitere Fundorte: Andasibe, Fort Dauphin [*], Nosy Mangabe [*].

Wir entdeckten *Aglyptodactylus* sowohl im Primärwald (bevorzugt an lichteren Stellen) als auch in Sekundärvegetation. Ein Weibchen aus Fort Dauphin maß 9,2 cm KRL. Guibé (1978) gibt 7,2 cm KRL für diese Art an.

Gattung *Mantidactylus* (Mantellidae)

Die Sammelgattung *Mantidactylus* zeichnet sich durch das Vorhandensein von Femoraldrüsen auf der Oberschenkelunterseite und, soweit bekannt, durch das Fehlen eines echten Amplexus aus. Blommers-Schlösser (1979a) teilte die Gattung in 10 Artengruppen ein.

Die Artengruppen haben eine sehr unterschiedliche Lebensweise. Ihren Fortpflanzungsstrategien ist gemeinsam, daß die Eier nicht direkt ins Wasser gelegt werden. Einige der an Primärwald gebundenen Formen rufen unabhängig von Wasseransammlungen. Blommers-Schlösser (1979a) beobachtete bei einer dieser Arten, *Mantidactylus asper*, direkte Entwicklung. Andere Spezies sind Bach- bzw. Bachrandbewohner und legen ihre Eier an Felsen in der Spritzwasserzone oder in feuchte Verstecke am Ufer, pflanzen sich in wassergefüllten Blattachseln fort oder hängen ihre Gelege an Blätter über die Laichgewässer.

Nach unseren Beobachtungen gaben Männchen und Weibchen von *Mantidactylus* im Gegensatz zu *Boophis* bei Umklammerung keine Befreiungsrufe ab. Dies kann als eine weitere Bestätigung für das Fehlen eines echten Amplexus bei *Mantidactylus* interpretiert werden.

Weiterhin war auffällig, daß insbesondere bach- und bachrandbewohnende Arten, wie *Mantidactylus femoralis*, *M. microtympanum*, *M. opiparis* und *M. albofrenatus*, ähnlich wie für *Mantidactylus lugubris* beschrieben (s. u.), nach der Flucht ins offene Wasser sofort wieder ans Ufer schwammen und nur sehr selten untertauchten. Möglicherweise ist dieses Verhalten eine Anpassung an Prädation durch die sehr häufigen bachbewohnenden Krabben und Garnelen.

Mantidactylus guttulatus—Artengruppe
(*M. guttulatus*, *M. grandidieri*, *M. microtympanum*)

Mantidactylus grandidieri Mocquard, 1895
1 Juv. (ZFMK 52692) aus Fort Dauphin [*]; 1 Juv. (ZFMK 52691) aus Voloina [*]. Weitere Fundorte: Andasibe und Nosy Mangabe [*].

In Andasibe ließ sich diese Art in langsam fließenden Abschnitten eines Waldbaches nachweisen. Die Tiere saßen nachts im Wasser, tauchten bei Störung kurz ab und verkrochen sich unter Uferüberhänge, in einem Fall in eine 60 cm tiefe Höhle von 7—8 cm Durchmesser. Ein Exemplar erbrach nach dem Fang einen ca. 5 cm langen Regenwurm.

M. grandidieri von Nosy Mangabe sind im Vergleich zu den Andasibe-Tieren kleiner, haben rauhere Haut und einen breiteren Kopf. Sie waren nachts in großer Menge auf Felsen und im flachen Wasser von felsigen, schnellfließenden Bächen zu beobachten. Nur in Ausnahmefällen, bei sehr starkem Regen, entfernten sie sich etwas weiter (15 m) vom Bach.

Alle drei in Andasibe beobachteten Tiere wiesen einen Rückenstreifen auf. Auf Nosy Mangabe war unter gut 50 Exemplaren keines mit Rückenstreifen, bei Fort Dauphin ein gestreiftes Tier unter 5 ungestreiften.

Zwei Exemplare aus Fort Dauphin gaben beim Fang laute Schreckrufe (Abb. 24 und 25) mit offenem Mund ab. Diese Angstschreie (aufgenommen bei ca. 25 °C) bestand aus über 100 Pulsen, dauerten bis zu 400 ms und beinhalteten (etwa 8) Obertöne. Die Frequenz lag zwischen 0 und 3,5 kHz.

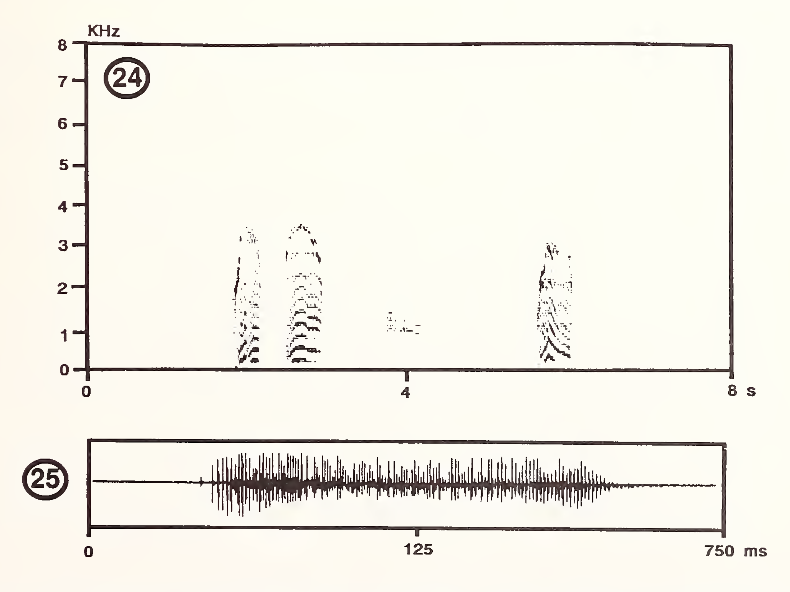


Abb. 24—25: Schreckruf *Mantidactylus grandidieri*, Fort Dauphin, Sonagramm (24) und Oszillogramm (25).

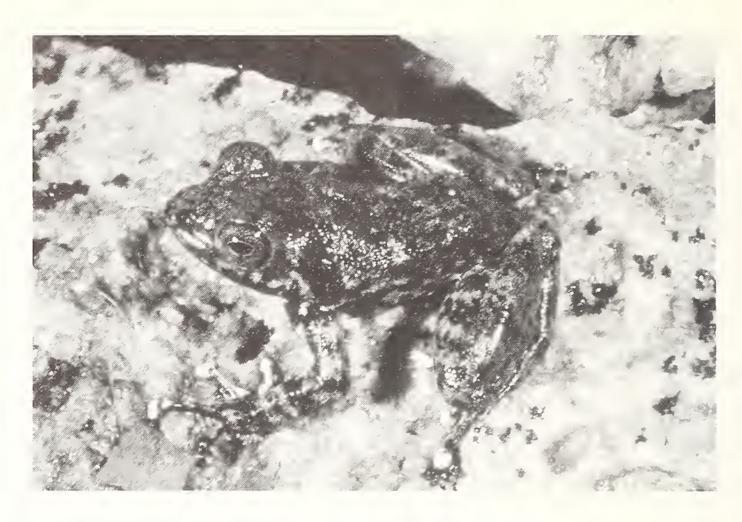


Abb. 26: *Mantidactylus microtympanum*, subadult, Fort Dauphin.

Mantidactylus microtympanum Angel, 1935
1 Exemplar (ZFMK 52690) aus Fort Dauphin [*].

Die Färbung der von uns gefundenen Exemplare ist im Leben grün bis bräunlich, mit undeutlichen und unregelmäßigen dunklen Flecken und Mustern (Abb. 26). Die Unterseite ist weiß, mit wenig dunkler Zeichnung und zwei schwarzen, keilförmigen Flecken auf der Kehle. Die Fingerscheiben sind breit, das Trommelfell winzig und kaum zu erkennen.

Subadulte und Adulte dieser Art versteckten sich tagsüber in großen, dunklen Felshöhlen, befanden sich dagegen nachts in der Spritzwasserzone von felsigen Gebirgsbächen. Bei Gefahr flohen sie ins Wasser, tauchten aber nicht unter. *M. grandidieri* kam im selben Biotop an langsamer fließenden Stellen und in Seitentümpeln der Bäche vor.

Mantidactylus ulcerosus-Artengruppe
(*M. ulcerosus*, *M. betsileanus*, *M. curtus*, *M. biporus*, *M. alutus*, *M. ambohimitombi*, *M. madecassus*)

Mit Ausnahme von *M. biporus* halten wir eine eindeutige Determination der von uns gefundenen Arten der *M. ulcerosus*-Gruppe für äußerst problematisch. Die morphologischen Unterschiede zwischen den verschiedenen Formen sind sehr gering, und die Zeichnungsvariabilität ist groß.

Die Rufe, die beispielsweise bei der *M. argenteus*-Gruppe ein deutliches Unterscheidungsmerkmal liefern, sind bei der *M. ulcerosus*-Gruppe sehr ähnlich und variieren fast ausschließlich in solchen Parametern, die stark temperaturabhängig sind (Pulsrate, Rufdauer) und sich daher schlecht quantitativ vergleichen lassen. Die gefundenen Unterschiede beispielsweise zwischen den Rufen aus Andasibe und Fort Dauphin sind aber sicher nicht auf die Temperatur zurückzuführen: Die Pulsrate im kälteren Andasibe ist deutlich höher als im wärmeren Fort Dauphin.

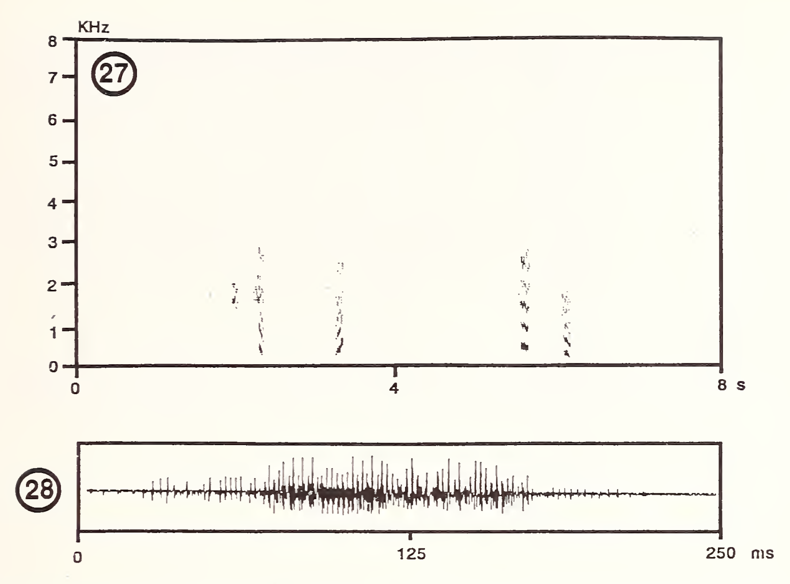


Abb. 27—28: Schreckruf *Mantidactylus ulcerosus*, Nosy Be, Sonagramm (27) und Oszillogramm (28).

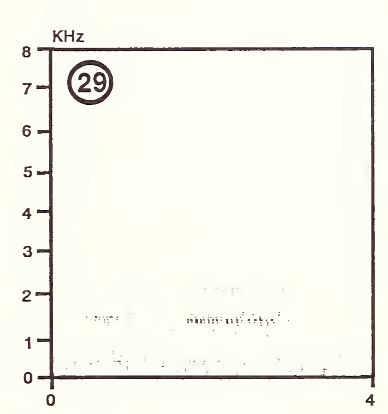


Abb. 29: Sonagramm Paarungsruf *Mantidactylus ulcerosus*-Komplex, Fort Dauphin.

Mantidactylus ulcerosus (Boettger, 1880) — Komplex
2 Männchen und 1 Weibchen (ZFMK 52671—52673) aus Andasibe; 2 Männchen und 1 Weibchen (ZFMK 52656—52558) aus Nosy Boraha [*]; 1 Männchen und 1 Weibchen (ZFMK 52669 und 52670) aus Ambilobe; 4 Exemplare (ZFMK 52659 und 52666—52668) aus Nosy Be; 3 Exemplare (ZFMK 52663—52665) aus Fort Dauphin [*]; 1 Männchen (ZFMK 52681) aus Maroantsetra; 3 Exemplare (ZFMK 52660—52662) aus Andrakata [*].

Das Material umfaßt *M. ulcerosus* (Fundorte in NW-Mad.) und wahrscheinlich *M. betsileanus* (Andasibe).

Die Frösche fanden sich sowohl im Wald als auch an Reisfeldern in Waldnähe, an Sümpfen usw. Sie lebten immer an schwach strömendem oder stehendem Gewässer (Pfützen in Bachnähe, langsam fließende Bachabschnitte). Bei Fort Dauphin war im

Tabelle 1: Ruf- und morphologische Parameter im *M. ulcerosus*-Komplex. GSF: Geschlecht des Exemplars, von dem die Schwimmhautformel angegeben wird. m = Männchen, w = Weibchen. FG: Tibio-Tarsalgelenk erreicht (ea), überragt (üa) Auge, erreicht Schnauzenspsitze (sp). FD: Femoraldrüse klein und deutlich (1), groß und deutlich (2), groß und undeutlich (3) oder doppelt (4). KRL von Männchen (M) und Weibchen (W). FT: Fuß länger Tibia (+), Fuß kürzer Tibia (—). Freq.: Ruffrequenz. Temp.: Temperatur, bei der die Rufe aufgenommen wurden. Serien: Rufe in Serien hintereinandergeschaltet (+) oder einzeln abgegeben (—).

		Schwimmhautformel										KRL								
	GSF	1	2i	2e	3i	3e	4i	4e	5	FG	FD	(M)	(W)	FT	Freq.	Pulse	Ruf-dauer	Puls-rate	Tem-per.	Serien
Andasibe	w	1	1.25	0.75	2	1.25	2.5	2	1	sp	1	2.6	3.2	—	1.5—1.8	120	1800 ms	67/s	18	—
Voloina	w	0.25	1.25	0.5	1.5	0.75	2	1.5	0.25	üa	2	4.1	3.0	(—)						
Nosy Boraha	w	0.75	1.25	0.25	1.5	0.5	2	2	0	üa	2	3.1	3.9	=		9—10	450 ms	22/s	22	+
Nosy Be	m	0.75	1	0.25	1.5	0.5	2	2	0.5	ea	4	3.5		+	1 —1.5		600 ms		22	+
Fort Dauphin	w	1	1	0.5	1.5	1	2	2	0.5	üa	1	2.7	3.7	=	1.5—1.8	60	1600 ms	38/s	25	—
Maroantsetra	m	0.5	1	0.25	1.25	0.25	1.75	1.75	0	üa	2	3.4		—						—
Ambilobe	w	0.5	1	0.25	2	0.5	2	2	0.5	ea	4	3.0	3.7	—						+
Andrakata	w	0	1	0.5	1	0.5	1.5	1	0	ea	3	4.0	4.1	=						

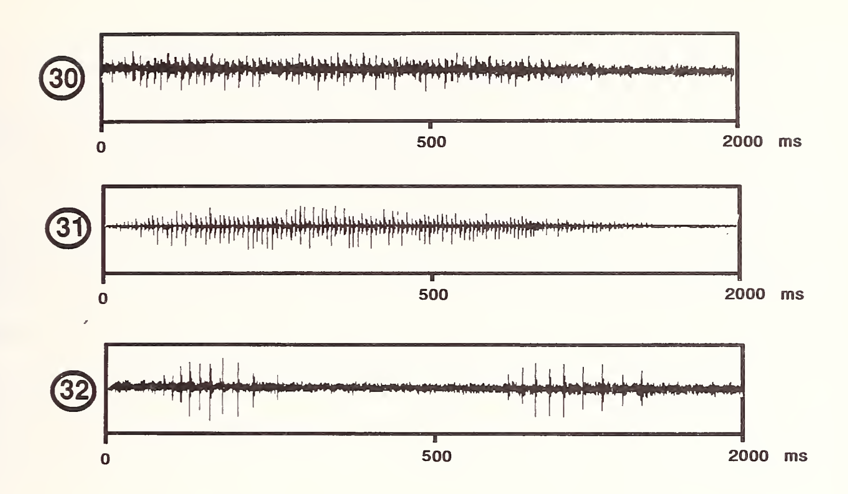


Abb. 30—32: Oszillogramme Paarungsruf *Mantidactylus ulcerosus*-Komplex, Fort Dauphin (30), Andasibe (31), und Nosy Boraha (32).

Februar ein Gelege im feuchten Kies unter einem Stein direkt am Rand eines kleinen Bachrandtümpels versteckt. Das Gelege stimmt weitgehend mit der Beschreibung von Blommers-Schlösser (1979a) von *M. ulcerosus*- und *M. bestsileanus*-Gelegen überein.

Ein Weibchen aus Nosy Be gab beim Fang mit offenem Maul laute Schreckrufe ab (Abb. 27 und 28, Temperatur etwa 23 ° C). Sie bestehen aus etwa 70 Pulsen, dauern 100—150 ms und beinhalten mehrere (4) Obertöne. Die Frequenz liegt zwischen 0 und 3 kHz. Auch der fast ausschließlich nachts abgegebene Paarungsruf (Abb. 29 bis 32) setzt sich aus vielen Einzelpulsen zusammen. Genaue Rufparameter siehe Tabelle 1.

Mantidactylus biporus (Boulenger, 1889)
2 Exemplare (ZFMK 52674 und 52675) aus Andasibe; 5 Exemplare (ZFMK 52676—52680) aus Voloina [*].

Sehr kurze Beine, Tibio-Tarsalgelenk reicht zwischen Trommelfell und Auge. Typische weiße Flecken an Kopfseite und Flanken, bei Andasibe-Tieren schwach ausgeprägt. 1 Exemplar (Voloina) mit Mittellinie.

Schwimmhaut: Andasibe: 1 (1) 2i (1) 2e (0,5) 3i (1,25) 3e (1) 4i/e (2) 5 (0,25). Voloina: 1 (0,5) 2i (1) 2e (0,5) 3i (1,5) 3e (1) 4i/e (2) 5 (1).

Die Tiere (Abb. 33) hielten sich an Bächen auf, sowohl im intakten wie im degradierten Primärwald. Ein konserviertes Weibchen aus Voloina mit reifen Eiern mißt 2,6 cm KRL.

Mantidactylus lugubris-Artengruppe
(*M. lugubris*, *M. femoralis*, *M. majori*, *M. mocquardi*)

Mantidactylus lugubris (Duméril, 1853)
1 Männchen, 2 Weibchen und ein Juv. (ZFMK 52686—52689) aus Fort Dauphin [*].

Adulte und Jungtiere (ZFMK 52689: 12 mm KRL) ließen sich tagsüber wie nachts nur auf Felsen an schnellfließenden Gebirgsbächen beobachten. Meist saßen sie nur wenige Zentimeter über dem Wasserspiegel. Bei Gefahr flohen die Tiere zwar ins Wasser, schwammen aber panikartig schnell zum nächsten Felsen, wo sie wieder an Land kletterten. Nur eins von mehreren Hundert Exemplaren tauchte unter.

Ein Gelege, das an einem von schnellfließendem Wasser überspülten Felsen abgelegt war, enthielt ca. 120 schlupfreife zusammengekugelte Embryonen (Durchmesser ca. 2,5 mm). Der Durchmesser der Eier inklusive der festen Gallerte betrug 3,0 mm. Die Eier klebten nicht komplett zusammen, sondern waren mit anderen Eiern jeweils an einem kleinen Zipfel verbunden. Nach dem Abschaben des sehr fest am Felsen haftenden Geleges schlüpften sofort Kaulquappen von 8 mm Länge.

Neben dem sehr häufigen *M. lugubris* kamen an diesem Bachabschnitt außerdem (deutlich seltener) *M. femoralis*, *M. grandidieri* und *M. microtympanum* vor. *M. grandidieri* hat größere Eier (5 mm nach Blommers-Schlösser, 1979a), *M. femoralis* lebt an deutlich weniger schnellfließendem Wasser. Daher dürfte das beschriebene Gelege zu *M. lugubris* gehören.

Mantidactylus femoralis (Boulenger, 1882)
1 Exemplar (ZFMK 52683) aus Fort Dauphin [*], 1 Exemplar (ZFMK 52685) aus Voloina [*]. Weiterer Fundort: Andrakata [*].

Diese Art findet sich deutlich seltener als *M. lugubris* an schnellfließenden, steinigen Bächen. Häufiger war sie bei Fort Dauphin dort, wo die Bäche ins Flachland übergingen und deutlich sumpfiger und langsamfließender wurden. Hier saßen nachts viele *M. femoralis* am Bachufer und zum Teil auch ca. 50 cm über dem Boden in der Vegetation.



Abb. 33: *Mantidactylus biporus*, Voloina.

Mantidactylus albofrenatus-Artengruppe
(*M. albofrenatus*, *M. opiparis*, *M. aerumnalis*)

Mantidactylus albofrenatus (Müller, 1892)
1 Weibchen (ZFMK 52694) und drei weitere Exemplare (ZFMK 47210—47212) aus Nosy Mangabe [*]; 1 Exemplar (ZFMK 47213) aus Navana [*]; 7 Exemplare (ZFMK 47214—47220) aus Sahafary [*]; 1 Exemplar (ZFMK 52693) aus Voloina [*]. Weitere Fundorte Fizoana [*] und Ampokafo [*].

Tagsüber auf dem Primärwaldboden, immer an oder in der Nähe von Bächen.

Mantidactylus opiparis (Peracca, 1893)
1 Exemplar (ZFMK 52697) aus Andasibe; 2 Exemplare (ZFMK 52695 und 52696) aus Fort Dauphin.

Wie *M. albofrenatus* tagsüber auf dem Waldboden in der Nähe von Bächen.

Mantidactylus granulatus-Artengruppe
(*M. granulatus*, *M. asper*, *M. pliciferus*, *M. luteus*, *M. spiniferus*, *M. leucomaculatus* comb. nov.)

Mantidactylus leucomaculatus (Guibé, 1975) comb. nov. (Abb. 34)
2 Männchen: ZFMK 52706 aus Nosy Boraha [*] und ZFMK 52707 aus Nosy Mangabe.

Die gefundenen Exemplare lassen sich keiner beschriebenen *Mantidactylus*-Art zuordnen, stimmen jedoch mit der Beschreibung des einzig bekannten Exemplars von *Boophis leucomaculatus* aus Nosy Mangabe weitgehend überein. Auch ein Photo des weiblichen Holotypus zeigt große Ähnlichkeiten mit unseren Tieren. Unsere männlichen Exemplare besitzen deutliche Femoralsdrüsen und belegen daher die eindeutige Zugehörigkeit zur Gattung *Mantidactylus*.

M. leucomaculatus ist von *M. pliciferus* und *M. luteus* durch die fehlenden charakteristischen Rückenfalten, von *M. asper* und *M. spiniferus* durch die fehlenden „Spinulen" bzw. „Fransen" auf Kopf und Beinen zu unterscheiden. *M. granulatus* hat einen größeren inneren Metatarsaltuberkel und eine abweichende Färbung (helle Zügelstreifen). Während wir *M. leucomaculatus* nur im intakten Primärwald nachweisen konnten, lebt *M. granulatus* bei Andrakata in degradiertem Wald.

Da bisher noch kein Männchen dieser Art bekannt ist, beschreiben wir ein Exemplar genauer: Adultes Männchen (ZFMK 52706) aus Nosy Boraha. KRL 34,5 mm. Kopfbreite 12,0 mm, horizontaler Augendurchmesser 4,0 mm, horizontaler Durchmesser des deutlichen Trommelfells 2,0 mm. Paarige, schwarze Schallblasen. Abstand zwischen Auge und Nasenloch 4,0 mm, zwischen Nasenloch und Schnauzenspitze 2,7 mm, zwischen den Nasenlöchern 3,6 mm. Fußlänge einschließlich Tarsus 28 mm, Handlänge 10,5 mm. Äußere Metatarsen wenig verwachsen, kleiner innerer Metatarsaltuberkel. Tibio-Tarsalgelenk überragt Schnauzenspitze. Vomerzähne vorhanden. Finger ohne Schwimmhaut. Schwimmhaut an den Zehen 1 (0,5) 2i (1,5) 2e (0,5) 3i (1,5) 3e (0,5) 4i (2) 4e (1,75) 5 (0,5). Breite Finger- und Zehenscheiben. Deutliche Femoraldrüsen (7,0 : 2,2 mm).

Färbung: Rücken im Leben hellbraun, in Alkohol rotbraun. Flanken dunkel, durch Dorsolateralfalten scharf abgegrenzt. Schwarzer Strich zwischen den Augen. Auf



Abb. 34: *Mantidactylus leucomaculatus*, Nosy Boraha.

dem vorderen Teil des Rückens eine schwarze Y-förmige Zeichnung, deren Schenkel schräg nach hinten zeigen, die Dorsolateralfalten jedoch nicht erreichen, sowie einzelne dunkle Flecken auf dem hinteren Teil des Rückens.

Kopfseiten dunkel, ohne markante helle Zeichnung und insofern abweichend von der *Boophis leucomaculatus*-Beschreibung. Kein Zügelstreifen, aber heller vertikaler Strich auf der Schnauzenspitze. Unterseite hell, mit vielen bräunlichen Sprenkeln. Kehle deutlich dunkler. Hinterbeine dunkel quergestreift.

Die Merkmale eines weiteren adulten Männchens (ZFMK 52707) aus Nosy Mangabe decken sich weitgehend mit den oben beschriebenen, die Zeichnung ist allerdings nicht so deutlich ausgeprägt. Schwimmhaut 1 (1) 2i (1,5) 2e (0,25) 3i (1,25) 3e (0,5) 4i/e (2) 5 (0,5). Ein Weibchen aus Nosy Mangabe war ebenfalls weitgehend übereinstimmend gezeichnet, hatte jedoch eine stark schwarz-weiß marmorierte Kehle, die an die Zeichnung des *leucomaculatus*-Holotypus erinnerte.

Folgende Merkmale aus der Beschreibung von *Boophis leucomaculatus* stimmen mit unseren oben beschriebenen Exemplaren überein: Fundort Nosy Mangabe; Vomerzähne vorhanden; Nasenlöcher näher an der Schnauzenspitze als am Auge; Abstand Auge—Nasenloch gleich Augendurchmesser; Trommelfell deutlich, ca. 3/5 des Augendurchmessers; innerer Metatarsaltuberkel klein; äußere Metatarsen nicht verwachsen; Schwimmhaut 1 (1) 2i (1,5) 2e (1) 3i (2) 3e (1) 4i/e (2) 5 (1); Tibio-Tarsalgelenk überragt die Schnauzenspitze; Haut glatt; Färbung und Zeichnung nach Guibé (1978): „Dessus de la tête et région dorsale médiane grise, une barre sombre entre les yeux, un chevron ouvert vers l'arrière sur la région scapulaire. Côtes du corps brunâtres." Die Art war auf Nosy Boraha und Nosy Mangabe ausschließlich im Primärwald zu finden. Im März riefen Männchen nachts, oft vergesellschaftet mit *M. luteus*, von deutlich höheren Warten als dieser (2—3 m). Rufende Männchen waren nicht am Bach konzentriert.

Der Ruf (Abb. 35 bis 37, aufgenommen bei ca. 22 °C) besteht aus 1—4 geräuschhaften Lauten von 80 ms, mit Pausen zwischen den Lauten von 50—100 ms. Lautwiederholungsrate 0,62—1,0/sec. Frequenz zwischen 1,5 und 3,5 kHz.

Abb. 35—37: *Mantidactylus leucomaculatus*, Nosy Boraha, Sonagramm einer Rufserie (35), eines Einzelrufs (36); Oszillogramm (37).

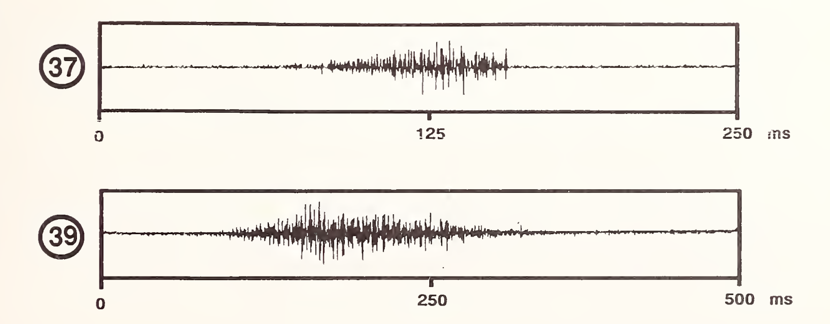


Abb. 38—39: *Mantidactylus granulatus*, Andrakata, Sonagramm (38) und Oszillogramm (39).

Mantidactylus granulatus (Boettger, 1881)
3 Männchen (ZFMK 52708—52710) aus Andrakata [*].

Der Holotypus von *M. granulatus* aus dem SMF (Weibchen) weist folgende Merkmalskombination auf: KRL 42,5 mm, innerer Metatarsaltuberkel mittelgroß (1,5 mm lang, 0,5 mm hoch), äußere Metatarsen vollständig getrennt, Tibio-Tarsalgelenk überragt weit (5 mm) die Schnauzenspitze, Schwimmhaut 1 (1), 2i (1) 2e (0,25), 3i (1,25), 3e (0,5), 4i/e (1,75), 5 (0). Deutlicher breiter, weißer Zügelstreifen entlang des Oberkieferrandes.

Unsere in Andrakata gesammelten Exemplare stimmen weitgehend mit dieser Beschreibung überein. Der innere Metatarsaltuberkel ist größer, der Kopf ist schmaler und spitzer. Ein winziger Fersensporn ist vorhanden. Der Rücken ist hellbraun, zwischen Dorsal- und (dunkler) Lateralfärbung besteht eine scharfe Trennung. Weiße Zügelstreifen sind vorhanden. Paarige dunkle Schallblasen. Das Tibio-Tarsalgelenk erreicht bzw. überragt die Schnauzenspitze. Schwimmhaut 1 (1) 2i (1,25) 2e (0,5) 3i (1,75) 3e (0,75) 4i/e (2) 5 (0,25). Die äußeren Metatarsen sind teilweise miteinander verbunden.

Die Männchen riefen nachts im degradierten Wald von verschieden hohen Warten (0,5—2 m über dem Boden). Der Ruf (Abb. 38 und 39) besteht aus einzelnen krächzenden Lauten und ist dem von *Mantidactylus leucomaculatus* ähnlich. Lautdauer (bei ca. 22° C) 230 ms, Lautwiederholungsrate ca. 1/sec, 2 Frequenzbanden, eine bei 1,5, die andere bei 3,5 kHz.

Mantidactylus luteus Methuen & Hewitt, 1913
5 Exemplare (ZFMK 47222 und 52711—52714) aus Nosy Boraha [*]; 1 Exemplar (ZFMK 52715) aus Nosy Mangabe [*], weiterer Fundort Navana [*].

Unsere Tiere ähneln stark den Syntypen von *Mantidactylus pliciferus* (BM: 82.3.16.57—59). Diese Art soll allerdings weniger ausgeprägte Schwimmhäute haben und in den Bergregionen verbreitet sein (Guibé 1978).

Merkmale unserer Exemplare: Äußere Metatarsen nicht verwachsen. Charakteristische Falten auf dem Rücken. Innerer Metatarsaltuberkel klein. Paarige subgulare schwarze Schallblasen. Schwimmhaut (Nosy Boraha): 1 (1) 2i (1¼) 2e (¼) 3i (1¼) 3e (0) 4i/e (1¾) 5 (0).

Primärwaldbewohner. Tagsüber waren häufig Weibchen und Jungtiere auf dem Waldboden zu finden. Nachts riefen Männchen im März von Blättern etwa 1—1,5 m über dem Boden, oft weit vom Wasser entfernt, nicht an Bächen oder Tümpeln konzentriert. Die Rufe ähneln denen von *M. boulengeri*, mit dem *M. luteus* oft vergesellschaftet ist. *M. boulengeri* ruft aber meist nur tagsüber.

Der Ruf (Abb. 40 bis 42, aufgenommen bei ca. 22° C) besteht aus 6—13 melodiösen Lauten (n = 5) von durchschnittlich 51 ms (44—59, n = 8). Pause zwischen den Lauten 156 ms (127—236, n = 7), Lautwiederholungsrate 4—5,3 sec. Bei Wechselrufen mit anderen Männchen können die Pausen länger sein. 2 Frequenzbanden, eine zwischen 1,5 und 2 kHz und eine zwischen 3 und 4 kHz.

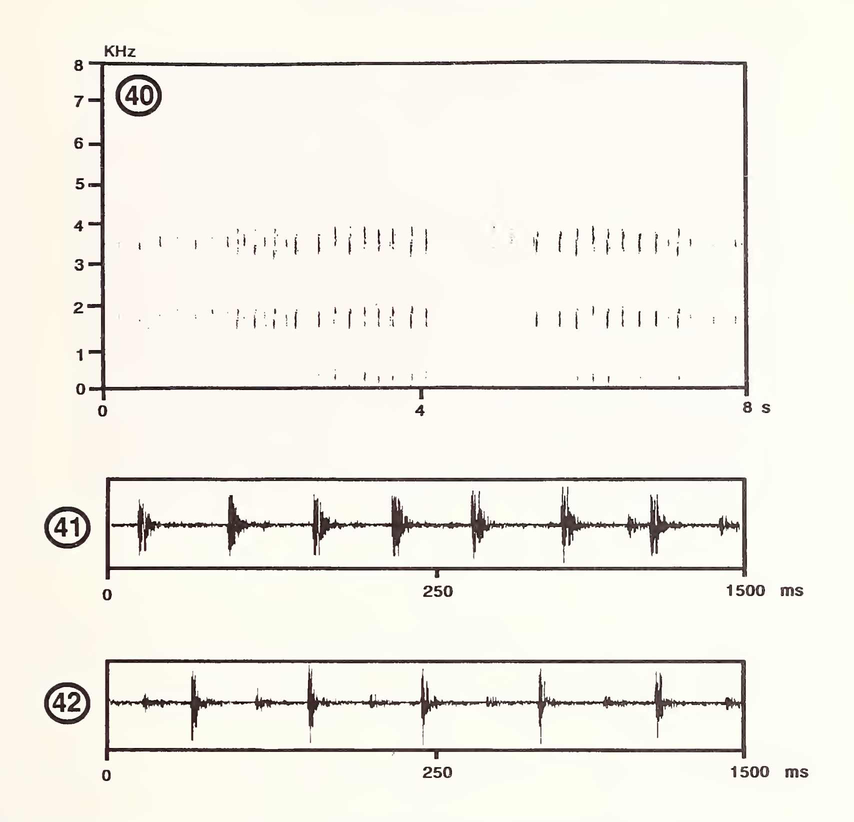


Abb. 40—42: *Mantidactylus luteus*, Nosy Boraha, Sonagramm (40), Oszillogramm (41); zwei Männchen im Wechselruf (42).

Mantidactylus redimitus-Artengruppe (*M. redimitus*, *M. boulengeri*, *M. decaryi*, *M. webbi*, *M. klemmeri*, *M. pseudoasper*, *M. eiselti*)

Unterscheidungsmerkmale zwischen *redimitus*- und *granulatus*-Gruppe sind die bei ersterer verwachsenen Metatarsen und die unterschiedliche Lebensweise der Adulten: „arboricole" bei der *granulatus*-Gruppe und „scansoriel" bei der *redimitus*-Gruppe (Blommers-Schlösser & Blanc 1991).

Gemeinsame Merkmale der Vertreter der *M. redimitus*- und der *M. granulatus*-Gruppe sind die paarigen schwarzen Kehlschallblasen und die vom Wasser unabhängige Lebensweise (Ausnahme: *M. webbi*, s. u.).

M. redimitus fügt sich in dieses Schema nicht eindeutig ein. Die nachtaktive Lebensweise und die erhöhten Rufwarten in der Vegetation stellen die Art zur *M. granulatus*-Gruppe, die verwachsenen äußeren Metatarsen dagegen zu der nach ihr benannten *M. redimitus*-Gruppe. Die nach unseren Beobachtungen einfache helle Kehlschallblase und die Konzentrationen rufender Männchen in der Nähe von Bächen grenzen die Art dagegen von den übrigen Vertretern beider Gruppen ab.



Abb. 43: *Mantidactylus redimitus*, Jungtier, Nosy Mangabe.

Zukünftige Untersuchungen müssen zeigen, ob sich die Vertreter von *granulatus*- und *redimitus*-Gruppe tatsächlich in zwei homogene Artengruppen einteilen lassen, und ob *M. redimitus* in eine dieser Gruppen eingeordnet werden kann.

Mantidactylus redimitus (Boulenger, 1889)

1 Exemplar (ZFMK 47221) und 2 Männchen (ZFMK 52704 und 52705) aus Nosy Boraha [*]; 1 Juv. (ZFMK 52716) aus Nosy Mangabe [*], sowie 2 abweichende Männchen aus Andasibe (ZFMK 52702 und 52703).

Merkmale der 2 Männchen aus Nosy Boraha: KRL 4,2 und 4,3 cm. Großer innerer Metatarsaltuberkel. Tibio-Tarsalgelenk überragt gerade das Auge. Eine große subgulare Schallblase. Haut körnig, keine markante Zeichnung auf dem Rücken. Femoraldrüsen groß, übereinstimmend 8 x 3 mm. Kehle mit deutlichen hellen Mittelstreifen, kleine Dornen auf den Augen. Zwei schwach ausgeprägte schwarze Tuberkel zwischen den Augen. Ein verwaschenes, helles Band zwischen Auge und Oberkieferrand. Vomerzähne vorhanden. Schwimmhaut: 1 (1) 2i (1¼) 2e (¾) 3i (2) 3e (1) 4i/e (2) 5 (½). Diese Beschreibung entspricht dem von uns untersuchten Holotypus von *M. redimitus* (BM 1947.2.26.55) und drei weiteren Exemplaren aus Sahembendrana (BM 92.3.7.39—41).

ZFMK 52705 und das Jungtier von Nosy Mangabe (Abb. 43) zeigen gelbe Lateralbänder, die sich über den Augenrand und die Nasenlöcher bis zur Schnauzenspitze fortsetzen.

Auf Nosy Boraha riefen Männchen im März aus der Vegetation, in 1—2 m Höhe, nachts im Primärwald in Bachnähe. Der Ruf (Abb. 44) ähnelt dem der Tiere aus Andasibe. Die Lautwiederholungsrate beträgt vermutlich wegen der höheren Aufnahmetemperatur (23 °C) 2,5/sec.

Merkmale der beiden Männchen aus Andasibe (Abb. 45): ZFMK 52703: KRL 3,9 cm; horizontaler Augendurchmesser 4 mm, horizontaler Durchmesser des Trommelfells 1,4 mm. Großer innerer Metatarsaltuberkel (Länge 1,5 mm, Höhe 0,8 mm).

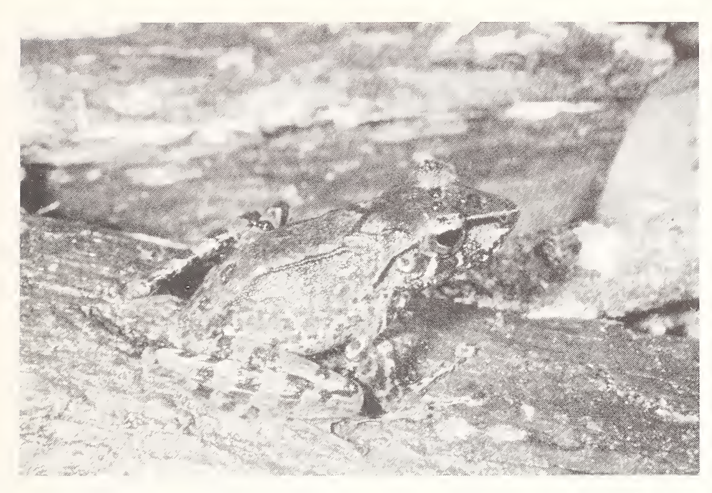


Abb. 45: *Mantidactylus redimitus*, Andasibe.

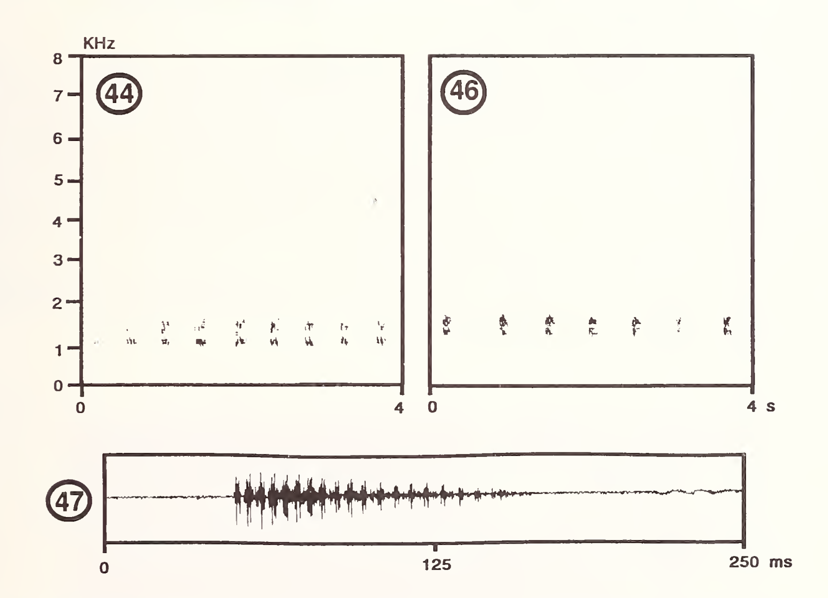


Abb. 44, 46, 47: Sonagramme und Oszillogramm von *Mantidactylus redimitus*, Nosy Boraha (44) und Andasibe (46, 47).

Tibio-Tarsalgelenk überragt Schnauzenspitze. Femoraldrüsen klein (5 x 1,5 mm). Kleiner Tuberkel am Tibio-Tarsalgelenk. Zwei deutliche schwarze punktförmige Tuberkel zwischen den Augen, deutliche Dornen auf den Augen. Eine große Kehlschallblase, die nach dem Rufen zu einem labberigen Sack kollabierte. Haut glatt, Rücken grau, Unterseite schmutzigweiß mit undeutlicher, dunklerer Sprenkelung. Beine dunkel quergestreift. Kehle dunkel, mit schwach ausgeprägtem hellen Mittelstreifen. Zwei weißliche, deutliche Bänder laufen vom Auge zum Oberkieferrand.

Vomerzähne vorhanden. Schwimmhaut 1 (1) 2i (1,5) 2e (1) 3i (2,25) 3e (1) 4i/e (2,5) 5 (1). ZFMK 52702: KRL 3,7 cm; Morphologie und Zeichnung entsprechen im wesentlichen dem Exemplar ZFMK 52703. Eine dunkle, Y-artige, nach hinten offene Zeichnung auf dem Vorderrücken, die sich bis zum Dorsolateralrand hinzieht.

Die rufenden Männchen aus Andasibe saßen an einem Hang etwa 20 m vom Bach entfernt ca. 1,5 m hoch in der Vegetation im Primärwald. Der Ruf (Abb. 46 und 47, Aufnahme im Februar bei ca. 18 °C) besteht aus vielen in Serie abgegebenen geräuschhaften Lauten von 95—112 ms (n = 6). Pausen zwischen den Lauten 400—600 ms. Lautwiederholungsrate 1,67/sec. Ein Laut besteht aus 18—20 Pulsen. Die Intensität ist bei den ersten Pulsen am höchsten und nimmt dann kontinuierlich ab. Frequenz 1—2 kHz.

Die Tiere aus Andasibe unterscheiden sich von denen der Ostküste folgendermaßen: Schwarze Tuberkel zwischen und Dornen auf den Augen stärker ausgeprägt; weiße Bänder zwischen Auge und Oberkieferrand deutlicher; Femoraldrüsen erheblich kleiner; Y-artige Zeichnung auf dem Rücken; Dorsolateralrand deutlicher; Rückenhaut glatter; längere Hinterbeine; geringere Körpergröße.

Mantidactylus boulengeri (Abb. 48)
1 Männchen (ZFMK 52721) aus Andasibe; 2 Männchen und 2 Weibchen (ZFMK 52717—52720) aus Fort Dauphin [*]; 1 Männchen (ZFMK 52722) aus Nosy Boraha [*]; 1 Männchen und 1 Weibchen (ZFMK 52723 und 52724) aus Nosy Mangabe [*].

Die Unterscheidung der zwei Arten *M. boulengeri* und *M. decaryi* ist sehr schwierig. Bei *M. decaryi* überragt das Tibio-Tarsalgelenk die Schnauzenspitze, während alle unsere Exemplare kürzere Hinterbeine aufweisen. Vomerzähne sind vorhanden (allerdings unterschiedlich schwach ausgeprägt).

Typisches Kennzeichen im Leben ist die trocken aussehende Haut. Es gibt diverse Zeichnungsvarianten.



Abb. 48: *Mantidactylus boulengeri*, Andasibe.

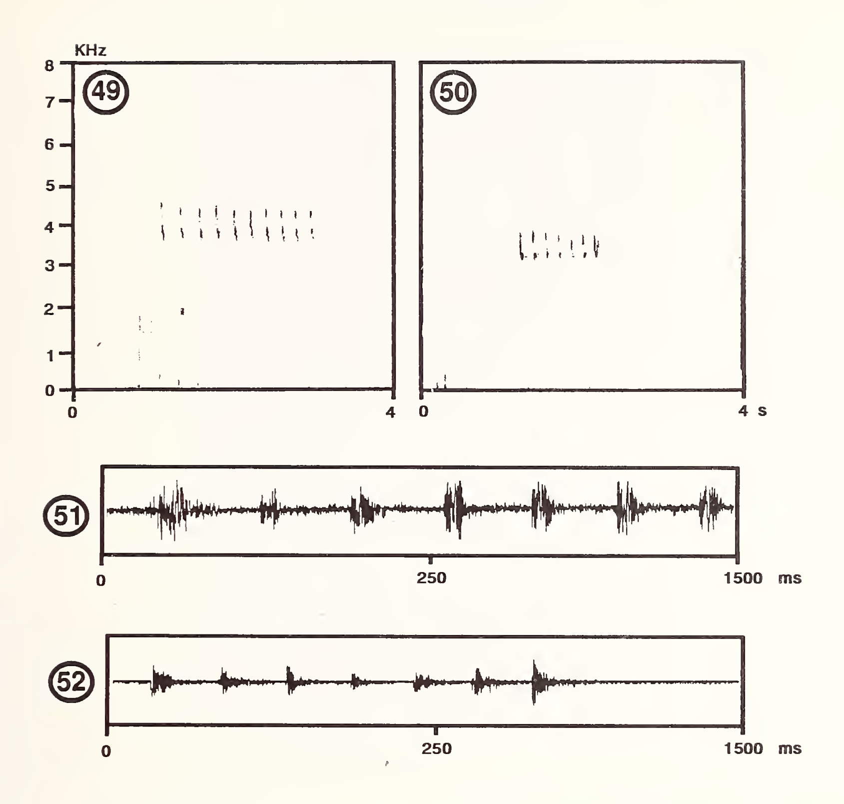


Abb. 49—52: Sonagramme und Oszillogramme von *Mantidactylus boulengeri*, Andasibe (49, 51) und Nosy Mangabe (50, 52).

Tagsüber auf dem Boden im Wald. Die Rufe hörten wir im Februar und März sowohl aus intaktem (Nosy Mangabe, Nosy Boraha) und degradiertem Primärwald (Voloina, Fort Dauphin) wie aus dichtem Eucalyptus-Wald (Andasibe). Sie werden überwiegend tagsüber vom Boden aus abgegeben, ohne intraspezifische Koordination in Form von Wechselrufen und ohne Konzentration in der Nähe von Wasser. Der Ruf (Abb. 49 bis 52) besteht aus einer Serie von melodiösen Lauten von 50—90 ms (Nosy Mangabe, 22° C) bis 50—150 ms (Andasibe, 18° C). Die Pausen zwischen den Lauten betrugen 30—60 ms (Nosy Mangabe) bis 80—130 ms (Andasibe). Laute pro Ruf: 7 (Nosy Mangabe) bis 20 (Fort Dauphin, 25° C). Lautwiederholungsrate 4,67—5,0/sec (Andasibe), 7,5/sec (Nosy Mangabe) und 8,33/sec (Fort Dauphin). Frequenz 3,5—4,5 kHz. Die Pausen zwischen den einzelnen Rufen sind äußerst unterschiedlich, von 10 Sekunden bis mehrere Minuten.

Mantidactylus webbi (Grandison, 1953)
1 Männchen und 1 Weibchen (ZFMK 52725 und 52726) aus Nosy Mangabe. Weitere Fundorte: Voloina [*] und Navana [*].

Färbung im Leben grünlich mit unregelmäßigen dunklen Flecken. Männchen mit

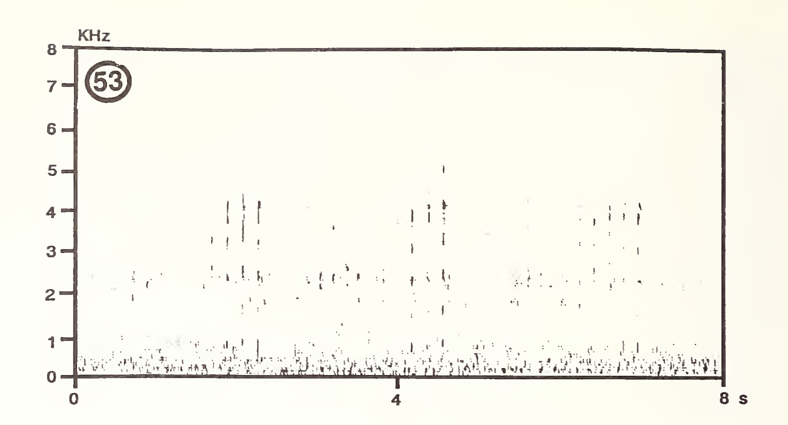


Abb. 53: Sonagramm *Mantidactylus webbi*, Nosy Mangabe.

zwei weißen Schallblasen (im Gegensatz zu anderen Vertretern der *M. redimitus*-Gruppe, bei denen die paarigen Schallblasen schwarz gefärbt sind).

Alle Exemplare dieser Art waren tagsüber auf feuchten, mit Moos bewachsenen Steinen am Bach (max. Entfernung 20 m) aktiv. Derartige Steine konnten wir nur an den drei *M. webbi*-Fundorten sehen. An einem solchen Stein, ca. 50 cm oberhalb des Baches, fanden wir im März ein Gelege aus sieben großen weißgelben Eiern. Ein ähnliches Gelege mit ebenfalls sieben Eiern fand Andreone (im Druck) auf Nosy Mangabe zusammen mit einem *M. webbi*-Weibchen. Man kann daher vermuten, daß es sich um *M. webbi*-Gelege handelt.

Der nur tagsüber abgegebene Ruf (Abb. 53, aufgenommen bei 23 ° C) besteht aus mehreren (bis zu 10), in Serie aufeinanderfolgenden geräuschhaften Lauten von jeweils durchschnittlich 37 ms (26—46, n = 15). Die Pause zwischen den Lauten beträgt durchschnittlich 148 ms (122—168, n = 11). Lautwiederholungsrate 6,25/sec. Frequenz: 0,5—5 kHz.

Mantidactylus aglavei-Artengruppe
(Einzige Art: *M. aglavei*)

Mantidactylus aglavei (Methuen & Hewitt, 1913)
1 Männchen und 1 Weibchen (ZFMK 52727 und 52728) aus Nosy Boraha [*]. Gelege und aufgenommene Rufe aus Andasibe.

Mit dem Fund auf Nosy Boraha wird erstmals die Verbreitung der Art im Küstentiefland belegt. Der Primärwaldbewohner *M. aglavei* zeigt ähnliche Anpassungen wie die Geckos der nachtaktiven Gattung *Uroplatus*: Flacher Körperbau und „Fransen" an den Flanken. Diese Merkmale könnten darauf hindeuten, daß auch *M. aglavei* an Baumstämme gedrückt den Tag verbringt.

Anfang März fanden wir auf Nosy Boraha ein Weibchen, das auf einem Gelege mit 38 grünlichen Eiern saß. Das Gelege war etwa 1.5 m hoch über dem Waldboden in der Nähe eines Baches an einem Blatt befestigt. Zwei weitere, gleiche Gelege (Abb. 54) fanden wir bei Andasibe (Eizahl ca. 30) und auf Nosy Boraha etwa 2 m über dem Bach hängend.



Abb. 54: Gelege *Mantidactylus aglavei*, Andasibe.

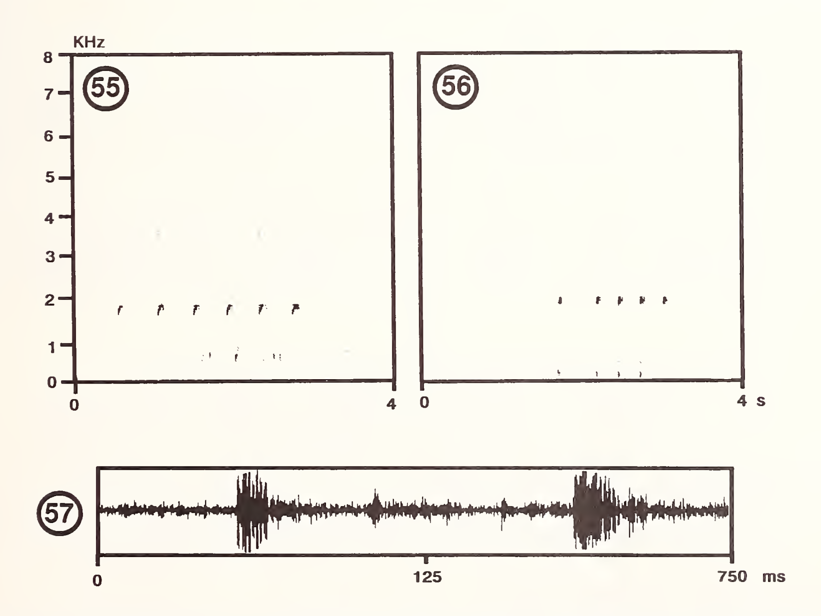


Abb. 55—57: Sonagramme von *Mantidactylus aglavei*, Andasibe (55), Nosy Boraha (56); Oszillogramm Andasibe (57).

Der Ruf (Abb. 55 bis 57) ertönte hoch aus der Vegetation (mind. 2 m) in Bachnähe. Er bestand aus 2—6 melodiösen, digital klingenden Lauten von 100—180 ms (Andasibe, 18 ° C). Die Pausen zwischen den Lauten betrugen 100—400 ms. Lautwiederholungsrate 2,5—3,67/sec. Frequenz zwischen 1,5 und 2 kHz.

Mantidactylus depressiceps-Artengruppe
(*M. depressiceps*, *M. perracae*, *M. tornieri*, *M. elegans*)

Mantidactylus tornieri (Ahl, 1928)
2 Männchen (ZFMK 52699 und 52700) und 1 Juv. (ZFMK 52701) aus Andasibe; 1 Exemplar (ZFMK 52698) aus Voloina [*]. Weiterer Fundort: Nosy Boraha [*].

Männchen riefen im Februar und März nachts an stehenden Gewässern. Die gefangenen Exemplare lassen sich morphologisch eher *M. tornieri* als *M. depressiceps* zuordnen. Die beiden Arten haben „very different mating calls, but are hardly to distinguish morphologically" (Blommers-Schlösser 1979a). Genaue Rufbeschreibungen sind nicht veröffentlicht. Ein Unterschied zwischen *M. tornieri* und *M. depressiceps* ist das Gelege. Die an Blätter über dem Wasserspiegel geklebten Eimassen sind nach Blommers-Schlösser (1979a) bei *M. depressiceps* weiß, bei *M. tornieri* grün. Wir fanden in Andasibe Gelege mit braunen Eiern, auf Nosy Boraha (bei Maromandia) Gelege mit grünen Eiern. Die Rufe (Abb. 58 bis 63) waren zudem von Fundort zu Fundort variabel. Es ist aber nicht zu entscheiden, ob letzteres mit Temperatur- und Motivationsunterschieden erklärt werden kann.

Die Tiere aus Andasibe gaben bei etwa 18 ° C Serien von mehreren (etwa 2—6) kurzen Lauten ab, die man als „toc" beschreiben kann. Die Laute dauerten im Durchschnitt 32 ms (11—50, n = 14), die Pausen dazwischen 67 ms (21—97, n = 11). Die Frequenz lag zwischen 1 und 2 kHz. Auf Nosy Boraha bei Maromandia waren Laute (15—30 ms) und Pausen (15—60 ms) deutlich kürzer, was möglicherweise auf die höhere Temperatur (ca. 22 ° C) zurückzuführen ist. Die Frequenz lag auch hier zwischen 1 und 2 kHz. Einen anderen Ruf gab ein Tier ab, das wir im Norden dieser Insel am Ambohidena-Wald fingen (auch bei ca. 22 ° C). Die Frequenz lag zwischen 1 und 2,5 kHz, die Laute dauerten durchgehend 50 ms, die Pausen etwa 90 ms. Während die anderen Exemplare ihre Rufe in unregelmäßigen Abständen abgaben, rief das Ambohidena-Tier in regelmäßigen Serien. Die Pausen zwischen den Rufen betrugen etwa 1200 ms, die Anzahl der Laute pro Ruf stieg mit Fortschreiten der Rufserie an.

Mantidactylus pulcher-Artengruppe
(*M. pulcher*, *M. liber*, *M. bicalcaratus*, *M. flavobrunneus*, *M. punctatus*, *M. albolineatus*)

Mantidactylus pulcher (Boulenger, 1882)
Die Tiere fanden sich bei Andasibe [*] in wassergefüllten Blattachseln von geschnittenen Pandanus, vergesellschaftet mit *M. liber* und *M. bicalcaratus*.

Mantidactylus liber (Peracca, 1893)
4 Männchen und 2 Weibchen (ZFMK 52730—52735) aus Andasibe; 1 Exemplar (ZFMK 52729) aus Nosy Boraha [*].

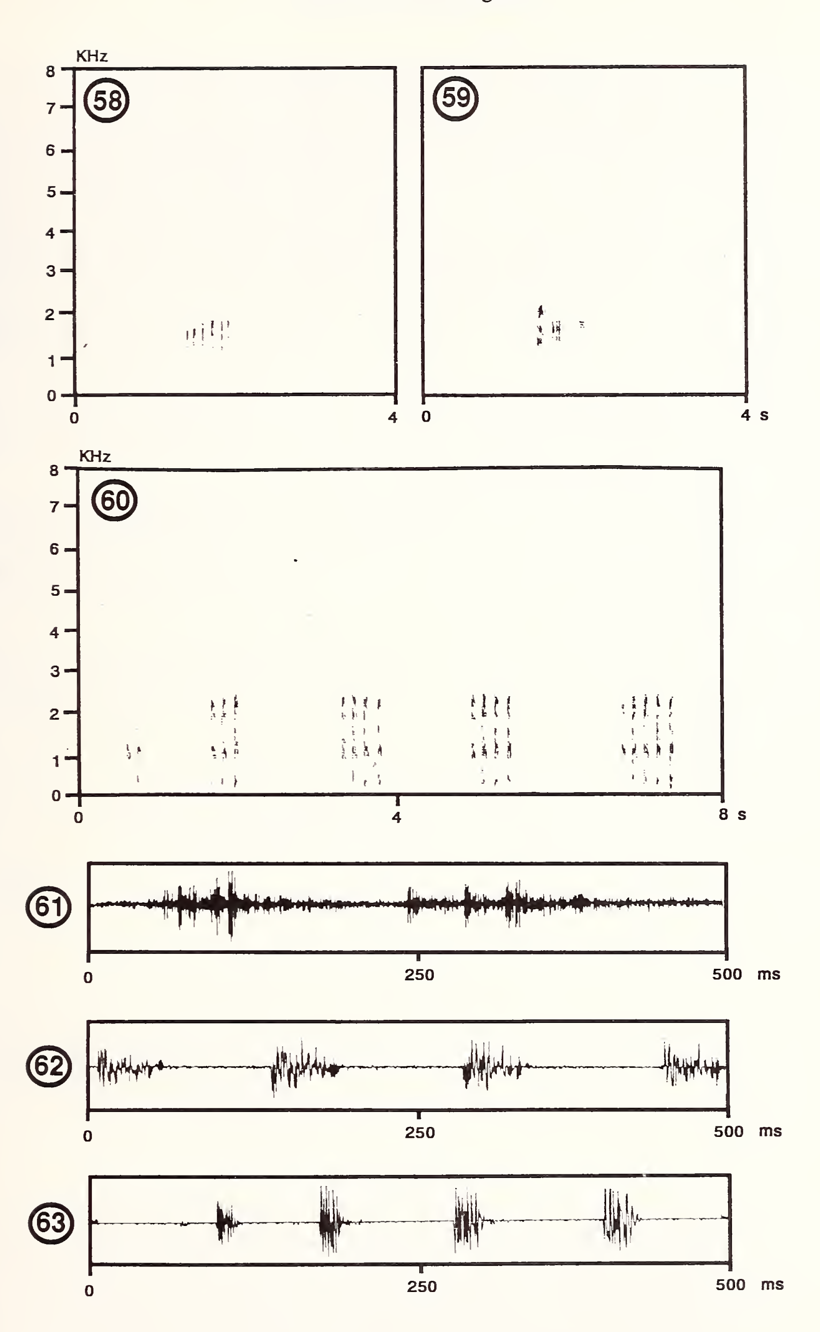


Abb. 58—63: Sonagramme und Oszillogramme von *Mantidactylus tornieri*, Andasibe (58, 63), Maromandia, Nosy Boraha (59, 61), Ambohidena, Nosy Boraha (60, 62).

Rufende Männchen saßen in Andasibe nachts in niedriger Vegetation (etwa 50 cm über dem Wasser) um stehende oder langsam fließende flache Gewässer im und außerhalb vom Wald. Die Kehle der Männchen ist leuchtend weiß, ihr kommt sicherlich Signalfunktion zu. In einem Fall saß ein Weibchen wenige Zentimeter frontal vor einem Männchen, das sich dabei ungewöhnlich hoch aufgerichtet hatte, seine Kehle zeigte und rief. An Blättern hingen viele Gelege, die der Beschreibung von Blommers-Schlösser (1975) entsprachen. Tagsüber fanden sich gelegentlich Exemplare in den Blattachseln von Pandanus-Pflanzen.

Der Ruf erinnert an den von *Boophis difficilis*, mit dem *M. liber* zudem vergesellschaftet vorkommt.

Mantidactylus bicalcaratus (Boettger, 1913)
1 Männchen und 1 Weibchen (ZFMK 52736 und 52737) aus Andasibe; 3 Exemplare (ZFMK 52738—52740) aus Nosy Boraha.

Die Zeichnung der Exemplare von Nosy Boraha (= Terra typica) ist kontrastarm, während die Andasibe-Tiere dunkelbraune Flecken auf hellem Grund zeigen, die auch eine Dorsolateralzeichnung bilden. ZFMK 52736 hat zudem helle Dorsolaterallinien, die auch für den *M. albolineatus* charakteristisch sind, dem jedoch die dunklen Flecken fehlen.

Die meisten Exemplare befanden sich in wassergefüllten Blattachseln von Pandanus-Pflanzen. Auf Nosy Boraha saßen die Tiere auch in den hohlen Stengeln von Ravinala-Blättern.

Mantidactylus argenteus-Artengruppe
(*M. argenteus*, *M. bertini*, *M. grandisonae*, *M. guibei*, *M. domerguei*, *M. wittei*, *M. blommersae*)

Angaben zu Bioakustik, Taxonomie, Ökologie und Verhalten von *M. wittei*, *M. blommersae* und *M. grandisonae* sind in Vorbereitung.

Danksagung

Wir danken Wolfgang Walkowiak und Hartmut Greven, die technisches Gerät zur Verfügung stellten, Wolfgang Böhme, der in vielfältiger Weise half, und Rose Blommers-Schlösser für zahlreiche Hinweise. Wir danken weiterhin dem Ministère de la production animal et des eaux et forêts (MPAEF), Antananarivo, für die erteilten Genehmigungen zur Ausfuhr der Frösche und zum Besuch der Reservate Nosy Mangabe und Analamazoatra.

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit gibt neue Informationen zu Biologie, Bioakustik, Ethologie, Verbreitung und Taxonomie der madagassischen Anurengattungen *Boophis*, *Aglyptodactylus* und *Mantidactylus*. Insgesamt wurden 33 Arten gefunden, 49 neue Fundpunkte werden angegeben und somit bisher bekannte Verbreitungsgebiete erheblich erweitert. Die Paarungsrufe von 13 Arten sowie Schreckrufe von *Mantidactylus grandidieri* und *M. ulcerosus* werden erstmals beschrieben. Befreiungsrufe konnten bei Vertretern der Gattung *Mantidactylus* nicht festgestellt werden. Eier von *Boophis pauliani*, Gelege von *M. aglavei* und zwei anderen Arten, wahrscheinlich *M. webbi* und *M. lugubris*, wurden gefunden. *Boophis jaegeri* sp. n. wird aus Nosy Be beschrieben. Er ähnelt *Boophis luteus*, unterscheidet sich aber von diesem vor allem durch stark abweichende Paarungsrufe. *Boophis leucomaculatus* wird zur Gattung *Mantidactylus* gestellt.

Literatur

Andreone, F. (im Druck): A survey of amphibians in Malagasy rainforests. — Salamandra.

Blommers-Schlösser, R. M. A. (1975): A unique case of mating behaviour in *Gephyromantis liber* (Peracca 1893), with observations on the larval development (Amphibia, Ranidae). — Beaufortia 23 (296): 15—25.

Blommers-Schlösser, R. M. A. (1979a): Biosystematics of Malagasy frogs. I. Mantellinae (Ranidae). — Beaufortia 29 (352): 1—77.

Blommers-Schlösser, R. M. A. (1979b): Biosystematics of Malagasy frogs. II. The genus *Boophis* (Rhacophoridae). — Bijdragen Dierkunde 19 (2): 261—312.

Blommers-Schlösser, R. M. A. & C. P. Blanc (1991): Faune de Madagascar. Amphibiens. Tome 75 (1): 1—379.

Duellman, W. E. & L. Trueb (1985): Biology of amphibians. — Mc Graw-Hill. 1—620.

Green, G. M. & R. W. Sussman (1990): Deforestation History of the Eastern Rain Forests of Madagascar from Satellite Images. — Science 248: 212—215.

Guibé, J. (1978): Les batraciens de Madagascar. — Bonn. zool. Monogr. 11: 1—140.

Frank Glaw, Zoologisches Institut der Universität zu Köln, 1. Lehrstuhl: Experimentelle Morphologie, Weyertal 119, D-5000 Köln 41. — Miguel Vences, Wittekindstr. 15, D-5000 Köln 41.